植 物 分 类 学 报 45 (1): 21–38(2007) doi: 10.1360/aps06107
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystemactis.com

果皮和种皮微形态特征在杜鹃花属系统学研究中的应用

[1,2]王玉国 [2]李光照 [1]张文驹 [1]尤 佳 [1]陈家宽*

[1](复旦大学生命科学学院生物多样性科学研究所, 教育部生物多样性与生态工程重点实验室 上海 200433)

[2](广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所 桂林 541006)

A systematic study of the genus *Rhododendron* (Ericaceae) using micromorphological characters of fruit surface and seed coat

[1,2]WANG Yu-Guo [2]LI Guang-Zhao [1]ZHANG Wen-Ju [1]YOU Jia [1]CHEN Jia-Kuan*

[1](*Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering*, *Institute of Biodiversity Science*, *Fudan University*, Shanghai 200433, China)

[2](*Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, China)

Abstract Micromorphological characters from fruit surface of 24 species and seed coat of 21 species, 6 subgenera of *Rhododendron* from China, i.e., *Azaleastrum*, *Hymenanthes*, *Pentanthera*, *Rhododendron*, *Therorhodion* and *Tsutsusi,* were examined under the scanning electron microscope. *Ledum palustre* was also examined to compare with the species of *Rhododendron*. The micromorphological characters of fruit surface and seed coat in *Rhododendron* are described in this paper. Different types are distinguished here on the basis of morphological characters such as scale, trichome, stomatal apparatus of fruit surface, and ornamentation of seed coat. Compared with seeds of extant and fossil *Rhododendron* species, some new seed types in *Rhododendron* species from South China are found. *R. redowskianum* of subgen. *Therorhodion* has sparse short setas on the fruit surface without stomatal apparatus. Outline of its slightly flattened and unwinged seed is narrowly oblong. Subgen. *Rhododendron*, the lepidote rhododendron, with scales on fruit surface, as well as brain-line ridge on the seed coat, differs distinctly from the elepidote rhododendron. Fruit surface of the species in subgen. *Hymenanthes* belongs to *R. fortunei*-type, which is characterized as the irregular cuticular membrane without trichome, with stomatal apparatus rarely seen. In the species of subgen. *Tsutsusi,* the type of fruit surface belongs to *R. mariae*-type, which is characterized as the compact cuticular membrane with thick trichomes. As far as seed coat is concerned, only one type is found in subgen. *Hymenanthes* (i.e., *R. fortunei*-type), whereas two types occur in subgen. *Tsutsusi* (i.e., *R. meridionale*-type and *R. mariae*-type). The species of subgen. *Azaleastrum* show the great divergence on morphological characters. Separately, sect. *Choniastrum* and sect. *Tsutsusi* exhibit their own micromorphological characters. According to the morphological characters of fruit surface, *R. molle* of subgen. *Pentanthera* differs distinctly from the species of other subgenera. However, its *R. molle*-type seed is similar to *R. fortunei*-type seed. The above-mentioned morphological characters support the results from

————————————

2006-06-28 收稿, 2006-10-20 收修改稿。

基金项目：国家自然科学基金(30400024); 广西自然科学基金(9912017); 中国博士后科研基金(20040350447)(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30400024, the National Natural Science Foundation of Guangxi, Grant No. 9912017, and Postdoctoral Science Foundation of China, Grant No. 20040350447)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn)。

molecular systematic studies: except for subgen. *Therorhodion*, the lepidote rhododendron (subgen. *Rhododendron*) plus *Ledum*, is monophyletic; subgen. *Tsutsusi* from China and subgen. *Hymenanthes* are both monophyletic; subgenera *Azaleastrum* and *Pentanthera* are both polyphyletic; and in subgen. *Azaleastrum*, sect. *Choniastrum* and *Tsutsusi* are both monophyletic. Furthermore, the relationships between the closely related taxa are also inferred from micromorphological characters and molecular data. This study provides micromorphological evidence to support the separation of *R. bachii* from *R. ovatum* as a distinct species.

Key words *Rhododendron*, micromorphological character, systematics, fruit surface, seed coat.

摘要　采用扫描电子显微镜对国产杜鹃花属*Rhododendron* 6个亚属的代表种和近缘类群杜香属*Ledum*杜香*L. palustre*的果皮和种皮微形态特征进行观察，对杜鹃花属植物果皮微形态特征进行了系统描述，并通过比较现存杜鹃花属植物和种子化石，新发现一些居间的种子类型。结果表明，果皮和种皮微形态特征具有一定的系统学意义。叶状苞亚属subgen. *Therorhodion*的叶状苞杜鹃*R. redowskianum*的果实有短而疏的刺毛，无气孔，种子为无翅类，扁平，外围轮廓长椭圆形。杜鹃亚属subgen. *Rhododendron*植物果皮为百合花杜鹃型，具有鳞片，气孔器散生于指状突起之间，与叶表皮的微形态特征一致，其种子为百合花杜鹃型，表面具宽而浅的沟，呈脑纹状，有别于无鳞类杜鹃花。常绿杜鹃亚属subgen. *Hymenanthes*果皮为云锦杜鹃型，其角质层表面不规则，无表皮毛，偶见气孔；种子为云锦杜鹃型。映山红亚属subgen. *Tsutsusi*果皮为岭南杜鹃型，密生长表皮毛，角质层致密；种子为南边杜鹃型和岭南杜鹃型。微形态特征与“常绿杜鹃亚属和(国产)映山红亚属均为内部支持率很高的单系类群”的分子系统发育研究结果一致。马银花亚属subgen. *Azaleastrum*的马银花组sect. *Azaleastrum*和长蕊杜鹃组sect. *Choniastrum*微形态区别明显，支持各自为独立的单系类群。羊踯躅亚属subgen. *Pentanthera*的羊踯躅*R. molle*果皮特征明显，可与其他亚属区分，但种子类型更接近常绿杜鹃亚属。本研究结合分子系统发育资料和叶表皮微形态特征讨论了一些近缘类群的系统发育关系；研究结果支持将腺萼马银花处理为独立的种。

关键词　杜鹃花属；微形态特征；系统学；果皮；种皮

在植物微形态研究中，果实和种子表面特征的观察与分析已在解决不同等级分类群的系统发育关系上发挥重要作用。相对叶而言，果皮和种子受环境饰变影响较小，它们的表面纹饰特征多样性可以为植物系统发育与进化提供有价值的信息和较为可靠的证据(Barthlott, 1981, 1984; Behnke & Barthlott, 1983)。

杜鹃花属*Rhododendron*包括8个亚属，即马银花亚属subgen. *Azaleastrum*、纯白杜鹃亚属subgen. *Candidastrum*、常绿杜鹃亚属subgen. *Hymenanthes*、异蕊杜鹃亚属subgen. *Mumeazalea*、羊踯躅亚属subgen. *Pentanthera*、杜鹃亚属subgen. *Rhododendron*、映山红亚属subgen. *Tsutsusi*和叶状苞亚属subgen. *Therorhodion* (Chamberlain et al., 1996)，我国除了纯白杜鹃亚属和异蕊杜鹃亚属之外，其他亚属均有分布。杜鹃花属的属下分类长期存在争议(如Sleumer, 1949, 1980; Philipson & Philipson, 1986; Chamberlain et al., 1996; Goetsch et al., 2005)，包括马银花亚属、纯白杜鹃亚属和异蕊杜鹃亚属的分合等问题，需要进一步深入调查该属的微形态特征，为解决该属分类上的疑难问题提供相关证据。尽管果皮微形态特征已用于越来越多类群的系统学研究，但迄今为止，尚未发现有关杜鹃花属植物这方面的报道。关于杜鹃花属植物种子形态, Kingdon-Ward (1935, 1947)就注意到三类不同生境(深林、高山和附生环境)的杜鹃花属植物种子类型明显不同。Hedegaard (1968, 1980)曾调查60余种杜鹃花属植物并精细地描绘了这三类种子的形态特征。丁炳扬等(1995)对浙江杜鹃花属13个种的种子形态进行了研究，对种子类型的划分和种子形态

的演化趋势进行了探讨。Collinson和Crane(1978)对英格兰南部的杜鹃花类种子化石进行过观察和描述, 但强调由于杜鹃花属植物种类太多, 许多新类型有待于进一步发现, 这些新类型将为绝灭植物与现存植物之间的亲缘关系提供比较形态学的证据。鉴于上述情况, 本研究利用扫描电镜, 对国产6个亚属的代表植物的果皮和种皮的微形态特征进行了观察, 并结合最新的分子系统发育证据和叶表皮微形态特征进行分析, 旨在丰富和完善对该属植物微形态特征的认识, 以期对该属的系统发育与进化研究提供相关资料。

1　材料和方法

本研究的全部实验材料(表1)取自腊叶标本。凭证标本存于广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所标本馆(IBK)和复旦大学植物标本馆(FUS)。取约4×4 mm大小成熟果实外表皮以及整个种子, 经过清洗、晾干, 用导电胶粘贴在样品台上, 喷金镀膜后, 在Hitachi S450型扫描电子显微镜下观察、拍照。

表**1**　材料来源

Table 1　Source of materials

类群 Taxon	采集地Locality	凭证标本Voucher
杜香属 ***Ledum* L.**		
杜香 *L. palustre* L.	吉林安图Antu, Jilin	F/S*: 傅沛云(P. Y. Fu) 1389 (FUS)
杜鹃属 ***Rhododendron* L.**		
杜鹃亚属 **subgen. *Rhododendron***		
杜鹃组 sect. *Rhododendron*		
百合花杜鹃 *R. liliiflorum* Lévl.	广西大苗山 Mt. Damiaoshan, Guangxi	F: 陈少卿(S. H. Chun) 16145 (IBK)
	广西龙胜 Longshen, Guangxi	S: 余少林, 覃浩富(S. L. Yu & H. F. Qin) 700619 (IBK)
常绿杜鹃亚属 **subgen. *Hymenanthes* (Blume) K. Koch**		
常绿杜鹃组 sect. *Ponticum* G. Don		
云锦杜鹃*R. fortunei* Lindl.	湖南衡山 Mt. Hengshan, Hunan	F/S: 谭沛祥(P. C. Tam) 63884 (IBK)
喇叭杜鹃 *R. discolor* Franch.	广西花坪 Huaping, Guangxi	F/S: 余少林, 覃浩富(S. L.Yu & H. F. Qin) 700570 (IBK)
心基杜鹃 *R. orbiculare* Decne. ssp. *cardiobasis* (Sleumer) Chamb.	广西象州 Xiangzhou, Guangxi	F: 黄志(C. Wang) 39553 (IBK)
长圆团叶杜鹃 *R. orbiculare* Decne. ssp. *oblongum* W. K. Hu	广西兴安 Xing'an, Guangxi	F/S: 李光照(G. Z. Li) 11314 (IBK)
越峰杜鹃 *R. yuefengense* G. Z. Li	广西花坪 Huaping, Guangxi	F/S: 李光照(G. Z. Li) 11313 (IBK)
猫儿山杜鹃 *R. maoerense* W. P. Fang & G. Z. Li	广西猫儿山 Mt. Maoershan, Guangxi	F/S: 李光照(G. Z. Li) 12716 (IBK)
桂海杜鹃 *R. guihainianum* G. Z. Li	广西金秀 Jinxiu, Guangxi	F/S: 李光照(G. Z. Li) 14499 (IBK)
红滩杜鹃 *R. chihsinianum* Chun & W. P. Fang	广西元宝山 Mt. Yuanbaoshan, Guangxi	F/S: 陈少卿(S. H. Chun) 17133 (IBK)
猴头杜鹃*R. simiarum* Hance	广西上林 Shanglin, Guangxi	F: 蒋璨星(C. X. Cai) 5395 (IBK)
变色杜鹃 *R. simiarum* var. *versicolor* (Chun & W. P. Fang) M. Y. Fang	广西龙胜 Longsheng, Guangxi	F: 余少林等(S. L.Yu et al.) 70061 (IBK)

表1(续) **Table 1** (continued)

类群 Taxon	采集地Locality	凭证标本Voucher
防城杜鹃 *R. fangchengense* P. C. Tam	广西上思 Shangsi, Guangxi	F/S: 张肇骞(C. C. Chang) 13276 (IBK)
圣堂杜鹃 *R. dachengense* G. Z. Li var. *scopulum* G. Z. Li	广西金秀 Jinxiu, Guangxi	F: 杜鹃组(*Rhododendron* Group) 010 (IBK)
马银花亚属 **subgen. *Azaleastrum* Planch. ex K. Koch**		
马银花组 sect. *Azaleastrum* (Planch.) Maxim.		
马银花 *R. ovatum* (Lindl.) Planch. ex Maxim.	广西全州 Quanzhou, Guangxi	F: Anonymous 52765 (IBK)
	广西猫儿山 Mt. Maoershan, Guangxi	S: 刘心祈(S. K. Lau) 83568 (IBK)
头巾马银花 *R. mitriforme* P. C. Tam	广西金秀 Jinxiu, Guangxi	F: 杜鹃组(*Rhododendron* Group) 001 (IBK)
	广西猫儿山 Mt. Maoershan, Guangxi	S: 钟济新(Z. S. Chung) 83568 (IBK)
腺萼马银花 *R. bachii* Lévl.	广西临桂 Lingui, Guangxi	F: 陈照宙(C. C. Chen) 50350 (IBK)
	地点不详 Without precise locality	S: 钟济新(Z. S. Chung) 83139 (IBK)
长蕊杜鹃组 sect. *Choniastrum* Franch.		
凯里杜鹃 *R. westlandii* Hemsl.	广西横县 Heng Xian, Guangxi	F/S: 陈照宙(C. C. Chen) 50255 (IBK)
西施花 *R. latoucheae* Franch.	广西桂林 Guilin, Guangxi	F/S: 钟济新(Z. S. Chung) 808583 (IBK)
	广西兴安 Xing’an, Guangxi	F: 陈照宙(C. C. Chen) 51214 (IBK)
羊踯躅亚属 **subgen. *Pentanthera* (G. Don) Pojarkova**		
羊踯躅 *R. molle* (Bl.) G. Don	广西桂林 Guilin, Guangxi	F/S: 梁恒(H. Liang) 10007 (IBK)
映山红亚属 **subgen. *Tsutsusi* (Sweet) Pojarkova**		
轮生叶组 sect. *Brachycalyx* Sweet		
满山红*R. mariesii* Hemsl. & Wils.	四川巫溪 Wuxi, Sichuan	F/S: 杨光辉(G. H. Yang) 58282 (IBK)
映山红组 sect. *Tsutsusi* Sweet		
南边杜鹃 *R. meridionale* P. C. Tam	广西防城 Fangcheng, Guangxi	S: 梁向日(H. Y.Liang) 69929 (IBK)
岭南杜鹃 *R. mariae* Hance	广西罗城 Luochen, Guangxi	F/S: 钟济新(Z. S. Chung) 83796 (IBK)
广西杜鹃 *R. kwangsiense* Hu & P. C. Tam	广西三江 Sanjiang, Guangxi	F/S: 钟济新(Z. S. Chung) 83967 (IBK)
天堂杜鹃 *R. tiantangense* G. Z. Li	广西容县 Rong Xian, Guangxi	S: 钟树权(S. Q. Zhong) B144 (IBK)
灌阳杜鹃 *R. subenerve* P. C. Tam	广西灌阳Guanyang, Guangxi	F: 陈照宙(C. C. Chen) 5211 (IBK)
子花杜鹃 *R. flosculum* W. P. Fang & G. Z. Li	广西资源 Ziyuan, Guangxi	F: 陈照宙(C. C. Chen) 51858 (IBK)
临桂杜鹃 *R. linguiense* G. Z. Li	广西临桂 Lingui, Guangxi	F: 钟济新 (Z. S. Chung) 90957 (IBK)
叶状苞亚属 **subgen. *Therorhodion* (Maxim.) Drude**		
叶状苞杜鹃 *R. redowskianum* Maxim.	吉林长白山 Mt. Changbaishan, Jilin	F/S: Anonymous s.n. (FUS)

* F和S分别为果实和种子的缩写。F and S are abbreviations of fruit and seed, respectively.

2 观察结果

2.1 杜鹃花属植物果皮微形态特征

杜鹃花属植物果皮微形态的基本特征：角质层表面粗糙、排列不规则，无表皮毛，或角质层近光滑，有稀疏、细短的表皮毛，或角质层致密，密生长表皮毛；角质层呈明显或

不明显块状, 被细条纹, 或角质层长条形交替排列, 被长条纹; 气孔器偶见。杜鹃亚属的种类具有大型的近椭圆形的鳞片, 有致密的乳状角质层突起, 无表皮毛, 气孔器散生在乳状突起之中。

杜香属杜香的果皮角质层表面粗糙, 有细短的表皮毛和稀疏排列的气孔器(图1a, b), 可与杜鹃花属植物的果皮相区别。

根据果实表面微形态特征, 可将杜鹃花属植物划分为以下7种类型:

百合花杜鹃型(*R. liliiflorum*-type): 有大型的近椭圆形的鳞片, 有致密的乳状角质层突起, 无表皮毛, 气孔器散生在乳状突起之中, 如百合花杜鹃(图2, 3)。

云锦杜鹃型(*R. fortunei*-type): 角质层表面不规则, 无表皮毛, 偶见气孔。如常绿杜鹃组的云锦杜鹃(图4a, b)、喇叭杜鹃(图5a, b)、心基杜鹃(图6, 7)、长圆团叶杜鹃(图8)、越峰杜鹃(图9)、猫儿山杜鹃(图10)、桂海杜鹃(图11)、红滩杜鹃(图12)、猴头杜鹃(图13, 14)、变色杜鹃(图15)、圣堂杜鹃(图16, 17)等。其中观察到气孔的有喇叭杜鹃(气孔器下陷)、云锦杜鹃和心基杜鹃(气孔器稍突出)以及猴头杜鹃(有明显突起的气孔器)。圣堂杜鹃较为特殊, 在稍突起的气孔器周围有疏散的、较规则的乳状角质层(图16, 17)。

马银花型(*R. ovatum*-type): 角质层呈明显或不明显块状, 被细条纹, 有或无稀疏、细短的表皮毛。如马银花(具表皮毛, 未见气孔器, 图18)和头巾马银花(角质层块形不明显, 未见气孔和表皮毛, 图19a, b)和腺萼马银花(具表皮毛, 有隆起的椭圆形细胞突起, 内有下陷的气孔器, 图20, 21)等。

西施花型(*R. latoucheae*-type): 角质层长条形交替排列, 被长条纹; 未见气孔和表皮毛, 如西施花(图24, 25)。

羊踯躅型(*R. molle*-type): 角质层近光滑, 有稀疏、细短的表皮毛, 有稍突起的气孔器, 如羊踯躅(图26, 27)。

岭南杜鹃型(*R. mariae*-type): 密生长表皮毛, 角质层致密, 偶见气孔器, 如岭南杜鹃(图29, 30)、广西杜鹃(图31, 32)等, 或未见气孔, 如灌阳杜鹃(图33, 角质层表面不规则), 子花杜鹃(图34)、临桂杜鹃(图35)等。

叶状苞杜鹃型(*R. redowskianum*-type): 角质层粗糙, 有纵向条纹, 有稀疏、细短的表皮毛, 如叶状苞杜鹃(图36)。

此外, 值得注意的是, 马银花亚属长蕊杜鹃组的凯里杜鹃(图22, 23)和映山红亚属轮生叶组的满山红(图28)都非常近似于云锦杜鹃型(角质层表面不规则, 无表皮毛, 未见气孔), 前者与角质层长条形交替排列被长条纹的长蕊杜鹃组的西施花明显不同, 而后者与以密生长表皮毛为特征的映山红组岭南杜鹃型有明显差异。

2.2　杜鹃花属植物种子表皮微形态特征

杜鹃花属植物种子表皮微形态的基本特征: 种子扁平, 呈椭圆形至纺锤形, 有翅或无翅。种子表面大多具有明显的纵条纹, 具翅的种类条纹之间的沟通常狭长而深, 而无翅的种类条纹之间的沟通常较短而浅。

Kingdon-Ward(1935, 1947)曾将杜鹃花属植物种子划分为高山类型(Alpine type)、森林类型(Forest type)、附生类型(Epiphytic type)三大类。Collinson和Crane(1978)将英格兰南部杜鹃花科Ericaceae植物种子化石分为3种类型和2个亚型(Type 1-A、Type 1-B、Type 2

和Type 3)。杜香属杜香的种子非扁平，呈纺锤体状，无翅(图37, 38)，属于Kingdon-Ward的附生类型或Collinson和Crane的Type 3。丁炳扬等(1995)根据杜鹃花属植物种子形状、是否有翅、表面结构等特征，将浙江杜鹃花属13个种的种子划分为两大类共6种类型。

本研究参考这些划分,依据种皮微形态特征，将杜鹃花属植物划分为两大类，共9种类型:

有翅类：种子扁平，椭圆形、狭椭圆形至狭长圆形，表面有明显的纵条纹，具翅，两端和两侧的翅发育一致或不一致。

百合花杜鹃型(*R. liliiflorum*-type)：种子形态特殊，具翅但两端与两侧的翅均不发达，翅全缘或波状，外形不规则，条纹短而浅，具脑纹状雕纹。属Kingdon-Ward的森林类型，较接近于Collinson和Crane的Type 1-B 型。如百合杜鹃(图39)。

云锦杜鹃型(*R. fortunei*-type)：种子扁平，椭圆形，狭椭圆形至狭长圆形，种子两端及两侧均具有较发达的翅，但发育较一致。表面有明显的纵条纹。如常绿杜鹃亚属的云锦杜鹃(图40–42)、喇叭杜鹃(图43, 44)、长圆团叶杜鹃(图45, 46)、越峰杜鹃(图47, 48)、猫儿山杜鹃(图49, 50)、桂海杜鹃(图51, 52)、红滩杜鹃(图53, 54)和防城杜鹃(图55, 56)。与Kingdon-Ward(1935, 1947)的森林类型或Collinson和Crane(1978)的Type 1-A型接近。

西施花型(*R. latoucheae*-type)：两端的翅发育不一致，侧翅较狭窄。种子扁平细长，椭圆形，狭椭圆形至狭长圆形，如凯里杜鹃(图63, 64)和西施花(图65, 66)。

羊踯躅型(*R. molle*-type)：种子扁平，狭长圆形，种子两端及两侧均具有较发达的翅，但发育不一致。一端有深裂，另一端翅全缘或不明显波状，条纹的沟长而深，光滑。如羊踯躅亚属的羊踯躅(图67, 68)，接近云锦杜鹃型。

岭南杜鹃型(*R. mariae*-type)：种子近扁平，椭圆形或狭长圆形，具翅但两端的翅压缩，两侧的翅不明显，近似于无翅类型，是介于有翅和无翅的过渡类型。如映山红亚属轮生叶组满山红(图69, 70)、映山红组的岭南杜鹃(图72, 73)和天堂杜鹃(图76a, b)，其中，满山红种皮微形态特征比较特殊，条纹的沟浅而宽，平坦，条纹具纤毛，与其他种类明显不同；天堂杜鹃种子小，更接近无翅类。

南边杜鹃型(*R. meridionale*-type)：种子扁平，形状狭长，外围轮廓呈镰刀形或纺锤形，具翅但两端的翅压缩，两侧的翅不明显。如映山红亚属的南边杜鹃(图71a, b)和广西杜鹃(图74, 75)。

无翅类：种子通常较小，无翅，表面条纹具短而浅的沟或向外隆起，该类种子被Kingdon-Ward(1935, 1947)归入高山类型，近似于Collinson和Crane(1978)的Type 2。

马银花型(*R. ovatum*-type)：种子扁平，外围轮廓多边形，无翅。如马银花(图57, 58)。

头巾马银花型(*R. mitriforme*-type)：种子扁平，椭圆形，狭椭圆形至狭长圆形，无翅。如头巾马银花(图59, 60)和腺萼马银花(图61, 62)。

叶状苞杜鹃型(*R. redowskianum*-type)：种子扁平，外围轮廓长椭圆形，无翅。如叶状苞杜鹃(图77, 78)。

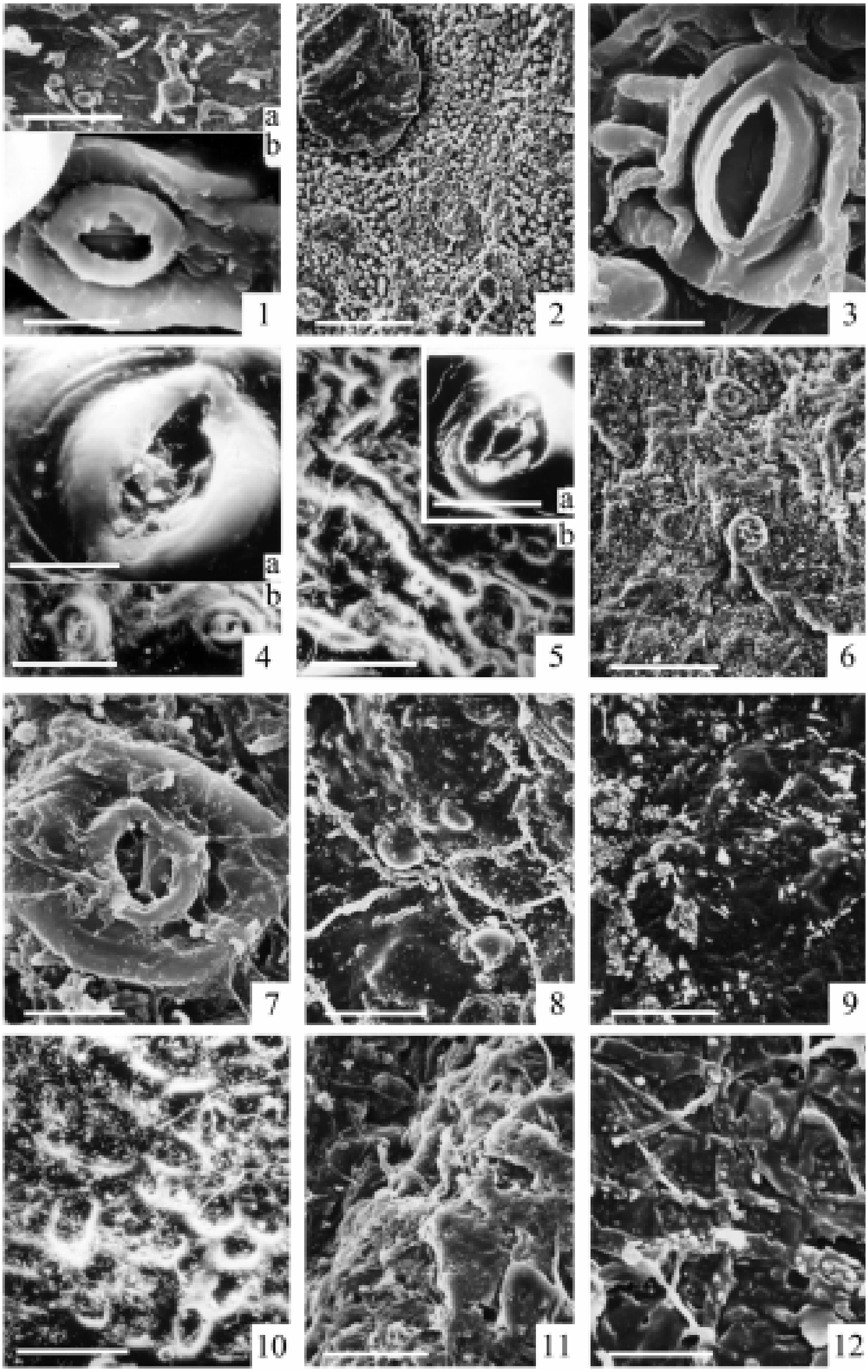

图**1–12**　杜鹃花属植物果皮微形态，示果皮表面纹饰　**1a, b.** 杜香。**2, 3.** 百合花杜鹃。**4a, b.** 云锦杜鹃。**5a, b.** 喇叭杜鹃。**6, 7.** 心基杜鹃。**8.** 长圆团叶杜鹃。**9.** 越峰杜鹃。**10.** 猫儿山杜鹃。**11.** 桂海杜鹃。**12.** 红滩杜鹃。

Figs. 1–12. Fruit surface in *Rhododendron*, showing the surface ornamentation. **1a, b.** *Ledum palustre*. **2, 3.** *R. liliiflorum*. **4a, b.** *R. fortunei*. **5a, b.** *R. discolor*. **6, 7.** *R. orbiculare* ssp. *cardiobasis*. **8.** *R. orbiculare* ssp. *oblongum*. **9.** *R. yuefengense*. **10.** *R. maoerense*. **11.** *R. guihainianum*. **12.** *R. chihsinianum.*

Scale bar: 1a, 4b, 5b, 6, 10=75 μm; 1b=7.5 μm; 2=150 μm; 3, 7=10 μm; 4a, 5a=12 μm; 8=23.1 μm; 9, 12=15 μm; 11=43 μm.

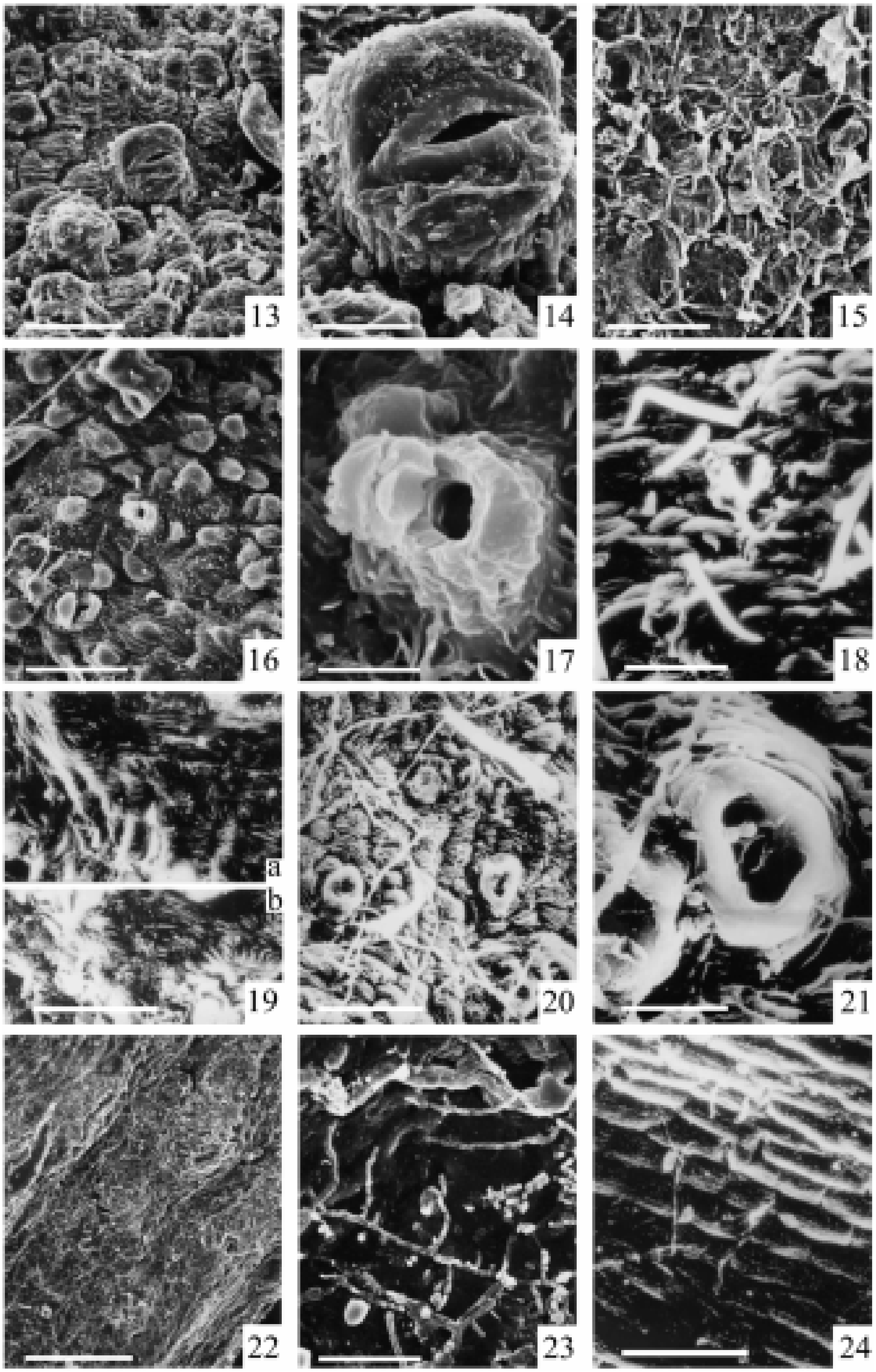

图**13–24** 杜鹃花属植物果皮微形态，示果皮表面纹饰 **13, 14.** 猴头杜鹃。**15.** 变色杜鹃。**16, 17.** 圣堂杜鹃。**18.** 马银花。**19a, b.** 头巾马银花。**20, 21.** 腺萼马银花。**22, 23.** 凯里杜鹃。**24.** 西施花。

Figs. 13–24. Fruit surface in *Rhododendron*, showing the surface ornamentation. **13, 14.** *R. simiarum*. **15.** *R. simiarum* var. *versicolor*. **16, 17.** *R. dachengense* var. *scopulum*. **18.** *R. ovatum*. **19a, b.** *R. mitriforme*. **20, 21.** *R. bachii*. **22, 23.** *R. westlandii*. **24.** *R. latoucheae*.

Scale bar: 13=50 μm; 14, 23=15 μm; 15=86 μm; 16=60 μm; 17=10 μm; 18, 19a, b, 20, 24=75 μm; 21=20 μm; 22=250 μm.

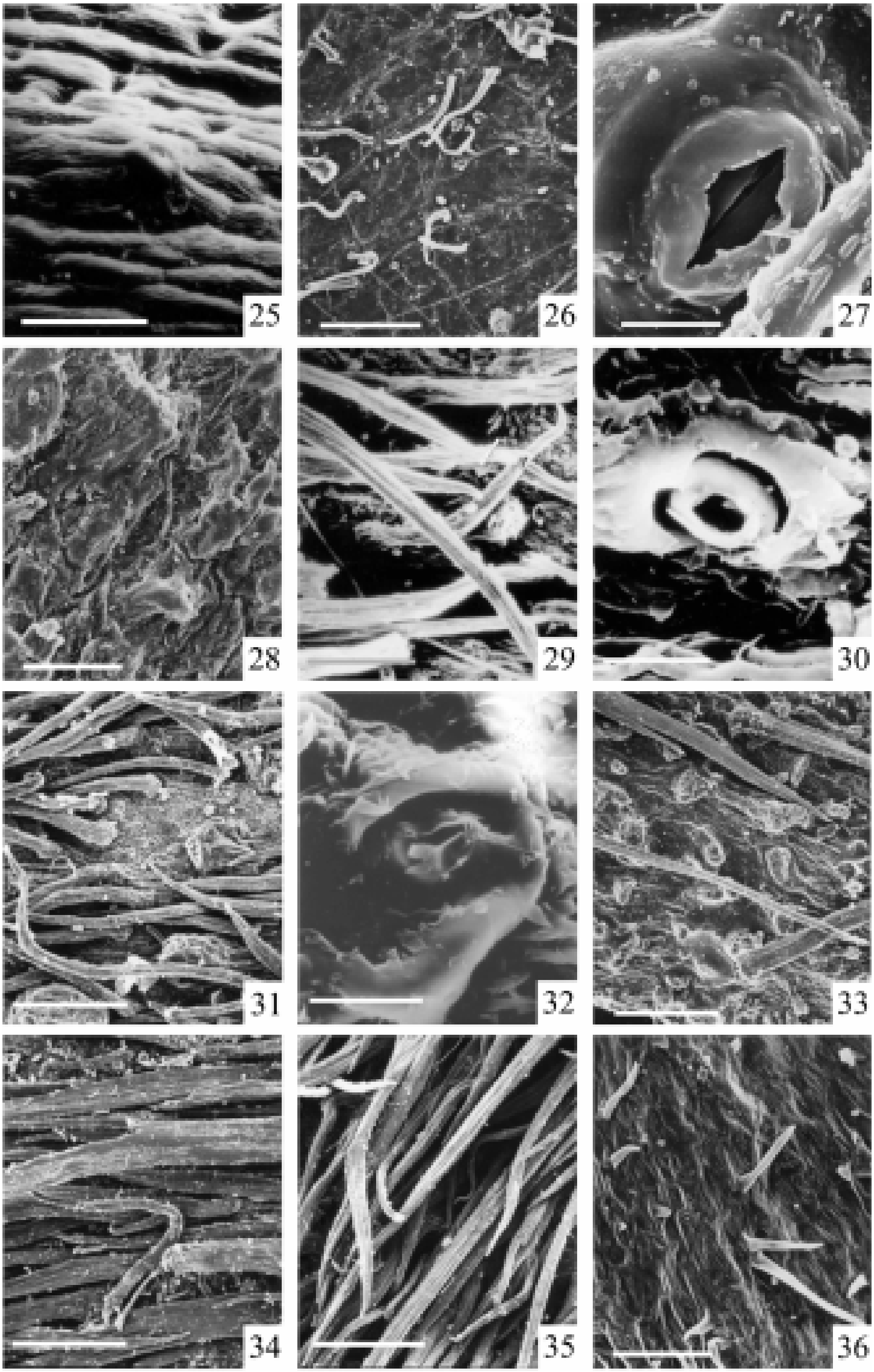

图25–36　杜鹃花属植物果皮微形态，示果皮表面纹饰　**25.** 西施花。**26, 27.** 羊踯躅。**28.** 满山红。**29, 30.** 岭南杜鹃。**31, 32.** 广西杜鹃。**33.** 灌阳杜鹃。**34.** 子花杜鹃。**35.** 临桂杜鹃。**36.** 叶状苞杜鹃。

Figs. 25–36.　Fruit surface in *Rhododendron*, showing the surface ornamentation.　**25**. *R. latoucheae*. **26, 27.** *R. molle*. **28.** *R. mariesii*. **29, 30.** *R. mariae*. **31, 32.** *R. kwangsiense*. **33.** *R. subenerve*. **34.** *R. flosculum*. **35.** *R. linguiense*. **36.** *R. redowskianum*.

Scale bar: 25=75 μm; 26, 29=150 μm; 27=10 μm; 28, 36=100 μm; 30=12 μm; 31–35=300 μm.

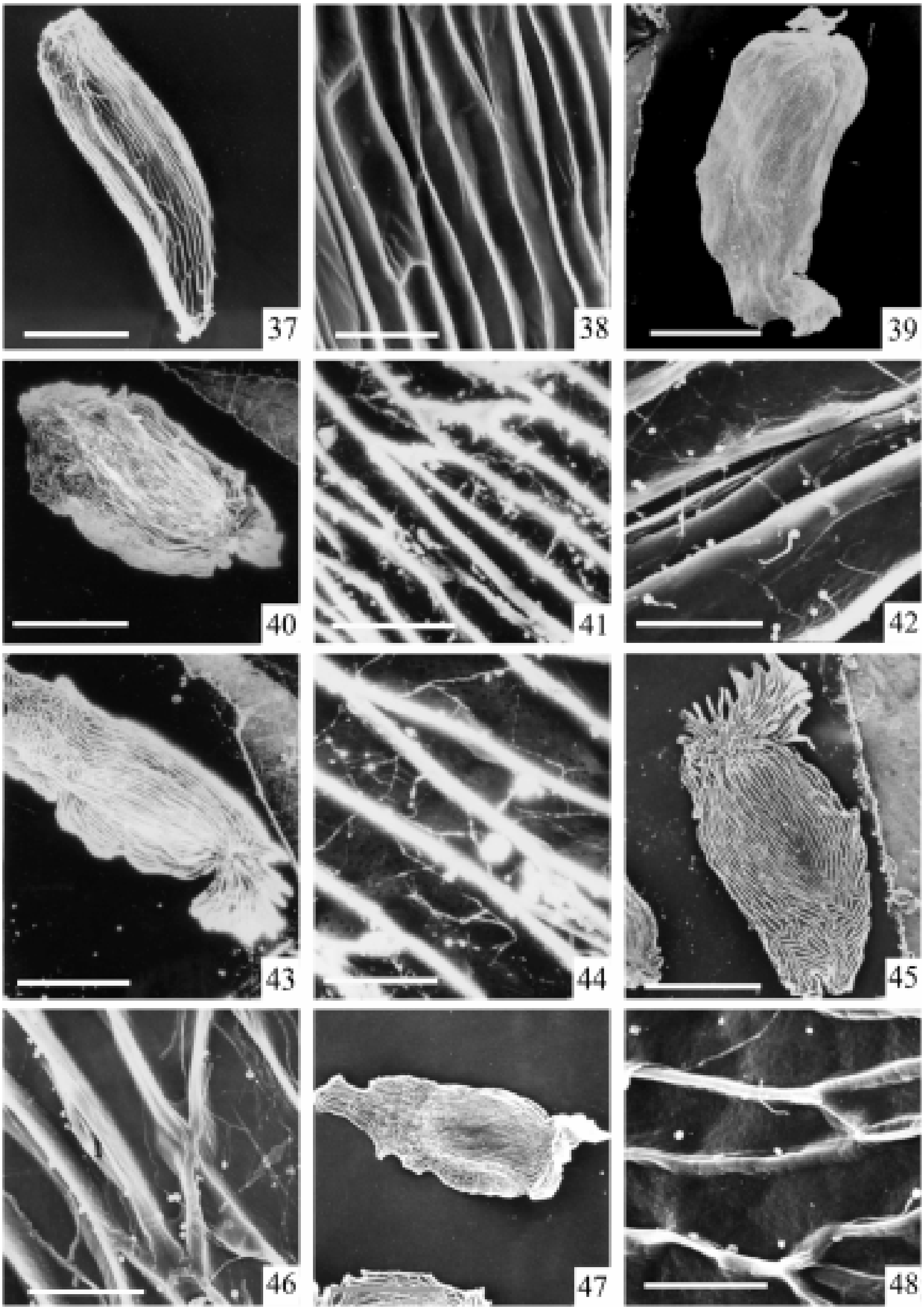

图37–48　杜鹃花属植物种子的微形态，示整个种子及种子表面纹饰　**37, 38.** 杜香。**39.** 百合花杜鹃。**40–42.** 云锦杜鹃。**43, 44.** 喇叭杜鹃。**45, 46.** 长圆团叶杜鹃。**47, 48.** 越峰杜鹃。

Figs. 37–48. Seed coat in *Rhododendron*, showing the whole seed and ornamentation of seed coat. **37, 38.** *Ledum palustre*. **39.** *R. liliiflorum*. **40–42.** *R. fortunei*. **43, 44.** *R. discolor*. **45, 46.** *R. orbiculare* ssp. *oblongum*. **47, 48.** *R. yuefengense.*

Scale bar: 37=100 μm; 38=43 μm; 39, 40, 43, 47=1200 μm; 41=75 μm; 42, 46, 48=50 μm; 44=60 μm; 45=750 μm.

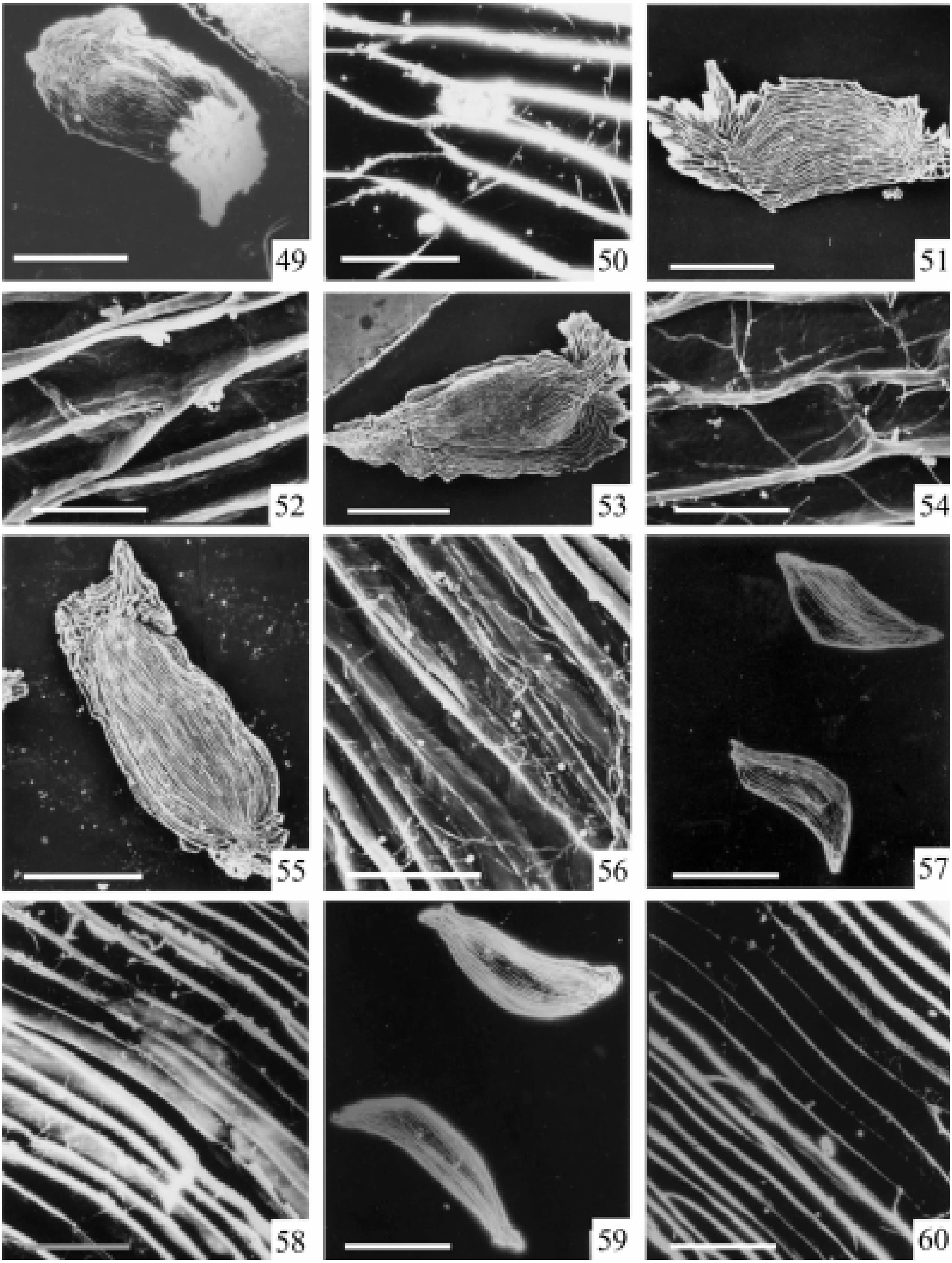

图**49–60**　杜鹃花属植物种子的微形态，示整个种子及种子表面纹饰　**49, 50.** 猫儿山杜鹃。**51, 52.** 桂海杜鹃。**53, 54.** 红滩杜鹃。**55, 56.** 防城杜鹃。**57, 58.** 马银花。**59, 60.** 头巾马银花。

Figs. 49–60.　Seed coat in *Rhododendron*, showing the whole seed and ornamentation of seed coat.　**49, 50.** *R. maoerense*. **51, 52.** *R. guihainianum*. **53, 54.** *R. chihsinianum*. **55, 56.** *R. fangchengense*. **57, 58.** *R. ovatum*. **59, 60.** *R. mitriforme*.
Scale bar: 49=200 μm; 50, 58, 60=75 μm; 51=1000 μm; 52, 54, 56=50 μm; 53=1200 μm; 55, 57, 59=750 μm.

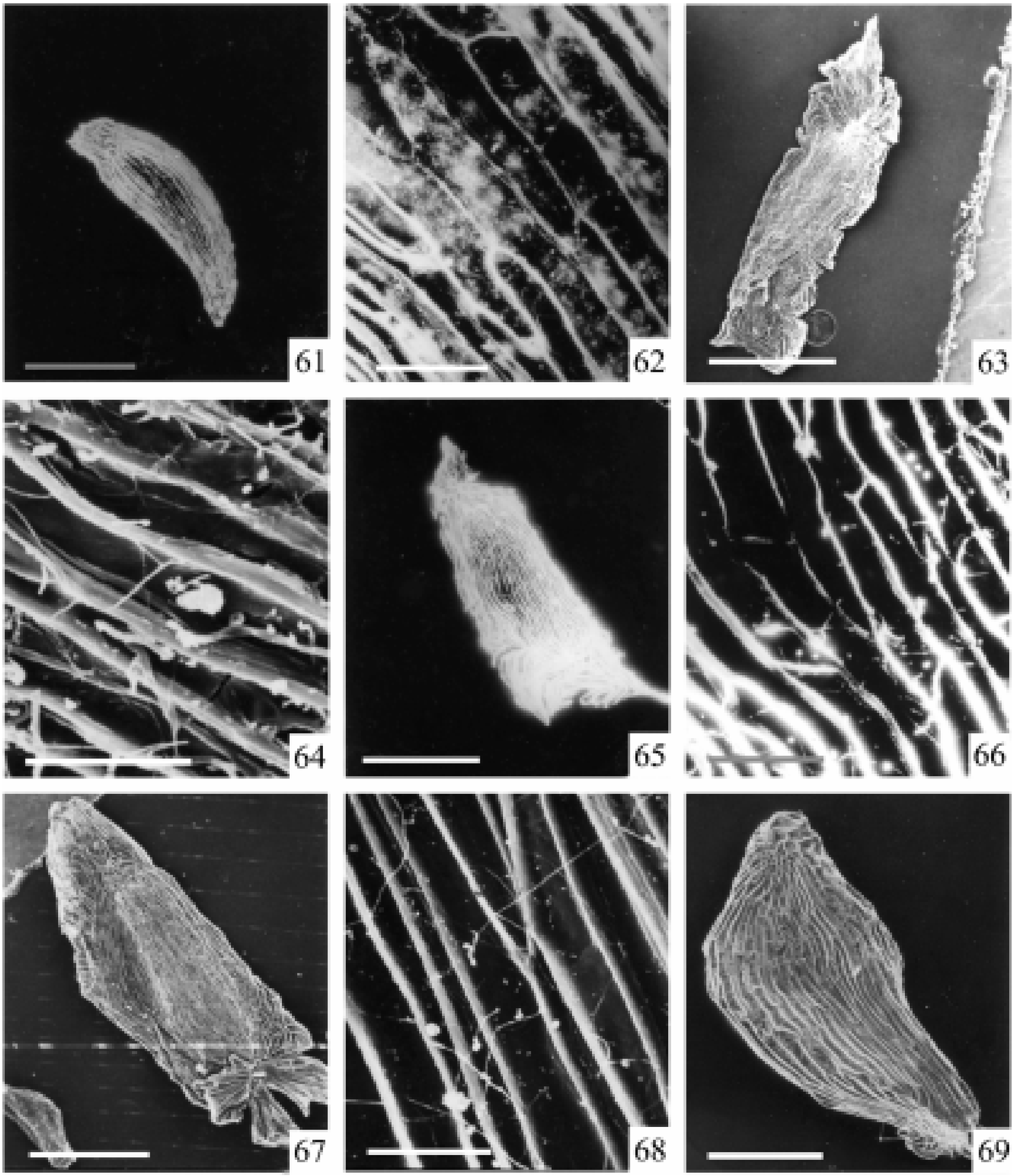

图**61–69** 杜鹃花属植物种子的微形态，示整个种子及种子表面纹饰 **61, 62.** 腺萼马银花。**63, 64.** 凯里杜鹃。**65, 66.** 西施花。**67, 68.** 羊踯躅。**69.** 满山红。

Figs. 61–69. Seed coat in *Rhododendron*, showing the whole seed and ornamentation of seed coat. **61, 62.** *R. bachii***. 63, 64.** *R. westlandii*. **65, 66.** *R. latoucheae*. **67, 68.** *R. molle*. **69.** *R. mariesii.*

Scale bar: 61, 65=600 μm; 62, 66=75 μm; 63=1200 μm; 64, 68=50 μm; 67=1360 μm; 69=300 μm.

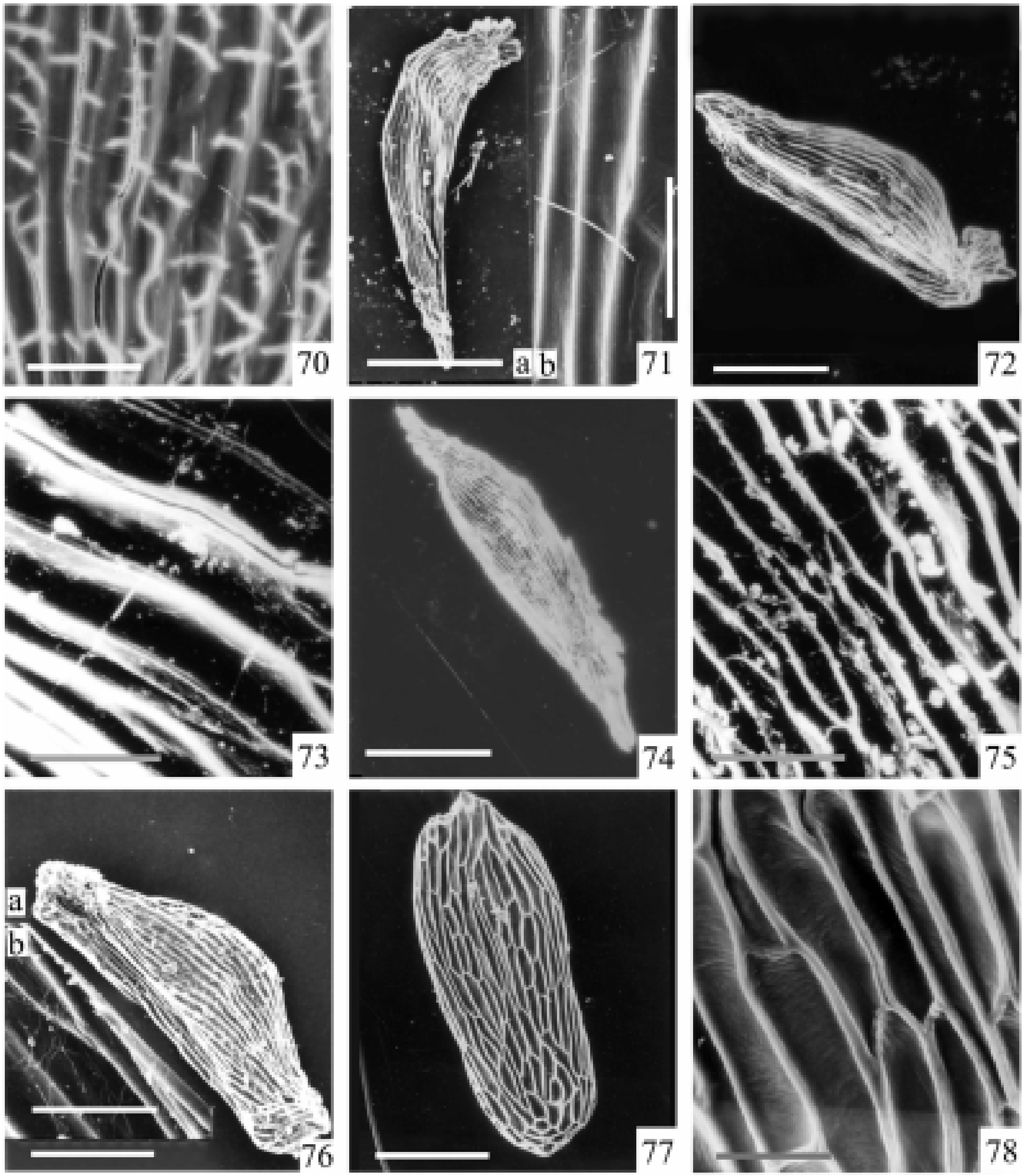

图70–78　杜鹃花属植物种子的微形态, 示整个种子及种子表面纹饰　**70.** 满山红。**71a, b.** 南边杜鹃。**72, 73.** 岭南杜鹃。**74, 75.** 广西杜鹃。**76a, b.** 天堂杜鹃。**77, 78.** 叶状苞杜鹃。

Figs. 70–78.　Seed coat in *Rhododendron*, showing the whole seed and ornamentation of seed coat.　**70.** *R. mariesii*. **71a, b.** *R. meridionale*. **72, 73.** *R. mariae*. **74, 75.** *R. kwangsiense*. **76a, b.** *R. tiantangense*. **77, 78.** *R. redowskianum*.
Scale bar: 70, 78=43 μm; 71a, 72, 74=600 μm; 71b, 76b=50 μm; 73, 75=75 μm; 76a=430 μm; 77=200 μm.

3 讨论

本研究对杜鹃花属植物果皮微形态特征进行了系统描述，杜鹃亚属的果皮微形态特征在具有气孔器、指状突起和鳞片等方面，表现出与叶表皮特征相似的特点；映山红属映山红组的果皮一致具有密生的长表皮毛，可作为组间区分的鉴别特征；此外，除了叶状苞杜鹃，各个亚属的果皮均有一些种类有不同类型的气孔器存在，有助于特定种类的鉴定。种皮微形态特征也具有丰富的多样性，可为探讨杜鹃花属内分类群的系统发育关系提供重要依据。

3.1 杜鹃花属植物种子类型的划分和过渡类型

关于杜鹃花属种子类型的划分，迄今为止，主要有3种方法: (1) Kingdon-Ward (1935)发现三类不同生境的杜鹃花属植物种子类型明显不同，划分为森林类型、高山类型和附生类型; (2) Collinson和Crane(1978)研究了杜鹃花属的种子化石，认为它们属于森林类型，同时将现存的杜鹃花属植物种子划分为Type 1、Type 2和Type 3三种类型，分别对应森林、高山和附生环境，但是在Type 1下细分了两个亚型, Type 1-A和Type 1-B; (3)丁炳扬等(1995)将杜鹃花属植物种子分为有翅和无翅两大类，并细划成6小类。这三种划分是依次逐渐深入的，第3种划分可以与前两种相比较，能够更好地反映不同种子类型的杜鹃花属植物的相互关系。本研究就是在这种划分的基础上，参考了前两种的界定，对杜鹃花属植物种子进行的类型划分。通过比较已有研究结果，本研究新发现一些介于以往研究所划分的不同类型之间的中间类型，如南边杜鹃型介于森林类型和附生类型之间，岭南杜鹃型是介于有翅和无翅的过渡类型。这些新类型的发现可以为深入研究杜鹃花属的系统发育和种子化石资料提供微形态方面的基本依据。当把种皮、果皮以及叶表皮微形态特征标注在系统发育树(图79)上时，可以发现在一定程度上，不同的微形态特征均具有各自独特的性状类型支持特定的分支，反映了这种划分的合理性。

3.2 杜鹃花属各亚属间的果皮和种皮微形态特征比较

杜鹃亚属的果皮如叶表皮一样，以具有鳞片为典型鉴别特征与其他亚属相区别。这一点和分子发育研究的结果一致。其种子形态和表面纹饰非常特殊，具翅但两端与两侧的翅均不发达，翅全缘或波状，条纹短而浅，具脑纹状雕纹，有别于无鳞类的种类。

常绿杜鹃亚属果皮微形态特征表现高度一致，角质层表面不规则，无表皮毛，偶见气孔，均属于云锦杜鹃型。种子为云锦杜鹃型，属Kingdon-Ward(1935, 1947)的森林类型。种子两端和两侧均具较发达的翅，翅全缘或不明显波状，有明显纵条纹，条纹的沟长而深，光滑。

映山红亚属的情况与常绿杜鹃亚属比较相似。除满山红之外，其果实均为岭南杜鹃型，密生长表皮毛，角质层致密。种子为南边杜鹃型和岭南杜鹃型。

羊踯躅亚属羊踯躅的果实角质层近光滑，有稀疏、细短的表皮毛，有稍突起的气孔器，与其他亚属区别明显；但种子接近常绿杜鹃亚属。已有的分子系统发育显示羊踯躅亚属为一多系类群，进一步扩大取样，有可能会得到更为丰富的微形态类型。

马银花亚属包括马银花组和长蕊杜鹃组两个组。在果皮和种皮微形态上，这两个组

均表现出明显的差异，其种子甚至表现为有翅和无翅的差别。果皮和种子表面微形态支持基于分子系统发育的研究结果：马银花组和长蕊杜鹃组各自是一单系类群，而整个马银花亚属，无论是按Sleumer系统还是按Philipson和Philipson系统都不是一个单系类群(Kurashige et al., 1998, 2001; Gao et al., 2002；高连明等, 2003; Goetsch et al., 2005)。

叶状苞杜鹃亚属的叶状苞杜鹃果实角质层粗糙，有纵向条纹，有稀疏、细短的表皮毛；种子扁平，外围轮廓长椭圆形，无翅。均可以和其他亚属植物相区别。微形态特征支持叶状苞杜鹃是杜鹃花属的基部类群。

3.3　杜鹃花属植物微形态特征与系统发育的关系

杜鹃花属的属下分类长期存在争议，在亚属的划分上各个主要分类系统观点不同(表2)，尤其是马银花亚属的界限和范畴，纯白杜鹃亚属和异蕊杜鹃亚属是否成立等问题是争论的焦点。与Sleumer(1949)系统相比, Chamberlain等(1996)的系统除了亚属名称改变之外，主要的变动是将马银花亚属的纯白杜鹃组和异蕊杜鹃组独立成亚属，还有成立十花药组sect. *Sciadorhodion* Rehder & E. H. Wilson，由原来属于映山红亚属轮生叶组和sect. *Rhodora*的种类组成，置于羊踯躅亚属；Goetsch等(2005)提出基于分子和形态数据的5亚属新分类框架(表2，图79)，保持原有的杜鹃亚属和叶状苞亚属不变，将原有的长蕊杜鹃

表**2**　杜鹃花属的三个主要分类系统比较

Table 2　Comparison of the three main taxonomic classification systems of *Rhododendron*

Sleumer (1949)	Chamberlain et al. (1996)	Goetsch et al. (2005)
subgen. *Lepidorhodium* Koehne	subgen. *Rhododendron*	subgen. *Rhododendron*
sect. *Pogonanthum* G. Don	sect. *Pogonanthum*	sect. *Pogonanthum*
sect. *Lepipherum* G. Don	sect. *Rhododendron*	sect. *Rhododendron*
sect. *Vireya* (Bl.) H. F. Copeland	sect. *Vireya*	sect. *Vireya*
subgen. *Eurhododendron* Maxim.	subgen. *Hymenanthes* (Bl.) K. Koch	subgen. *Hymenanthes*
subgen. *Pseudanthodendron* Sleumer	sect. *Ponticum* G. Don	sect. *Ponticum* G. Don
sect. *Pentanthera* G. Don	subgen. *Pentanthera* (G. Don) Pojarkova	sect. *Pentanthera*
sect. *Rhodora* G. Don	sect. *Pentanthera*	(incl. *R. canadense* (L.) Torr.)
sect. *Viscidula* Matsum. & Nakai	sect. *Rhodora* 1)	subgen. *Azaleastrum*
subgen. *Anthodendron* Rehder & Wilson	sect. *Viscidula*	sect. *Tsutsusi*
sect. *Brachycalyx* Sweet	sect. *Sciadorhodion* Rehder & E. H. Wilson 2)	(incl. subgen. *Tsutsusi*, subgen. *Mumeazalea*, sect. *Viscidula*, sect. *Azaleastrum* sensu Chamberlain et al., 1996)
sect. *Tsutsusi* Sweet	subgen. *Tsutsusi*	sect. *Sciadorhodion*
subgen. *Azaleastrum* Planch.	sect. *Brachycalyx*	(incl. *Menziesia* Smith, *R. vaseyi* Gray, and subgen. *Candidastrum*, sect. *Sciadorhodion* sensu Chamberlain et al., 1996)
sect. *Euazaleastrum* Sleumer	sect. *Tsutsusi* (Sweet) Pojarkova	subgen. *Choniastrum*
sect. *Choniastrum* Franch.	subgen. *Azaleastrum*	subgen. *Therorhodion*
sect. *Candidastrum* Sleumer	sect. *Azaleastrum*	
sect. *Mumeazalea* Sleumer	sect. *Choniastrum*	
(outside *Rhododendron*)	subgen. *Candidastrum*	
	subgen. *Mumeazalea*	
	subgen. *Therorhodion*	

1) sect. *Rhodora*只有2个种，即*Rhododendron canadense* (L.) Torr.和*R. vaseyi*. 2) Chamberlain et al.(1996)沿用Judd和Kron (1995)的分类处理，将sect. *Brachycalyx*的*R. schlippenbachii* Maxim.和*R. quinquefolium*, sect. *Rhodora*的*R. albrechtii* Maxim.和*R. pentaphyllum* Maxim.独立出来成立新组sect. *Sciadorhodion*，置于subgen. *Pentanthera*.

1) There are only two species, *Rhododendron canadense* (L.) Torr. and *R. vaseyi*, in sect. *Rhodora* sensu Chamberlain et al. (1996). 2) Chamberlain et al. (1996) followed the proposal of Judd and Kron (1995) to transfer some species of sect. *Brachycalyx* subgen. *Tsutsusi* (i.e. *R. schlippenbachii* Maxim. and *R. quinquefolium*) and sect. *Rhodora* subgen. *Pentanthera* (i.e. *R. albrechtii* Maxim. and *R. pentaphyllum* Maxim.) into sect. *Sciadorhodion* (subgen. *Pentanthera*).

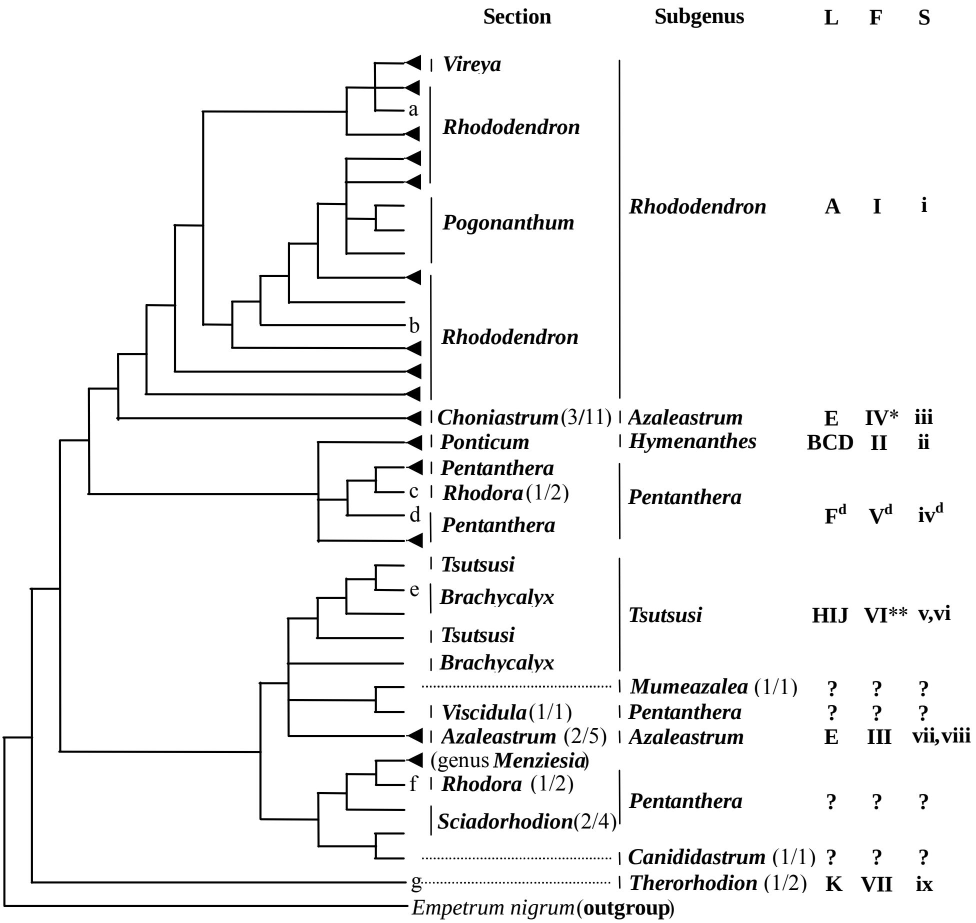

图**79** 杜鹃花属植物的微形态特征与系统发育关系 分子系统树根据Goetsch等(2005) *rpb2*基因树简化而成，亚属和组的划分按Chamberlain等(1996)系统。“◀”表示一个单系类群。a，照山白; b, *R. ferruginum* L., ITS系统树中与杜香构成单系(Gao et al., 2002); c, *R. canadense*; d，羊踯躅; e，满山红; f, *R. vaseyi*; g, *R. camtschaticum* Pall., ITS系统树中与叶状苞杜鹃构成单系，括号中的数字表示研究中所用的种数和该分类群全世界总种数；L，叶表皮；A，百合花杜鹃型; B，云锦杜鹃型; C，红滩杜鹃型; D，猴头杜鹃型; E，马银花型; F^d，羊踯躅型; G，满山红型; H，杜鹃型; I，岭南杜鹃型; J，子花杜鹃型; K，叶状苞杜鹃型; F，果皮; I，百合花杜鹃型; II，云锦杜鹃型; III，马银花型； IV，西施花型; V^d，羊踯躅型; VI，岭南杜鹃型; VII，叶状苞杜鹃型; S，种皮; I，百合花杜鹃型; ii，云锦杜鹃型; iii，西施花型; iv^d，羊踯躅型; v，岭南杜鹃型; vi，南边杜鹃型; vii，马银花型; viii，头巾马银花型; ix，叶状苞杜鹃型。凯里杜鹃(*)与满山红(**)有近似云锦杜鹃型的果皮类型，分别与西施花型和岭南杜鹃型不同。

Fig. 79. Micromorphological characters and phylogenetic relationships of *Rhododendron*. The phylogenetic tree was summarized from the *rpb2* gene tree of Goetsch et al. (2005). The division of subgenera and sections was based on classification of Chamberlain et al. (1996). “◀” indicates a monophyletic group. a, *R. micranthum*; b, *R. ferruginum* L., which formed a monophyletic group with *Ledum palustre* L. in the ITS tree of Gao et al. (2002); c, *R. canadense*; d, *R. molle*; e, *R. mariesii*; f, *R. vaseyi*; g, *R. camtschaticum* Pall., which formed a monophyletic group with *R. redowskianum* in the ITS tree; the numbers in parentheses show the number of species used in Goetsch et al. (2005) and the total number of species in the taxon in the world, respectively; L, leaf epidermis; A, *R. liliiflorum*-type; B, *R. fortunei*-type; C, *R. chihsinianum*-type; D, *R. simiarum*-type; E, *R. ovatum*-type; F^d, *R. molle*-type; G, *R. mariesii*-type; H, *R. simsii*-type; I, *R. mariae*-type; J, *R. flosculum*-type; K, *R. redowskianum*-type; F, fruit surface; I, *R. liliiflorum*-type; II, *R. fortunei*-type; III, *R. ovatum*-type; IV, *R. latoucheae*-type; V^d, *R. molle*-type; VI, *R. mariae*-type; VII, *R. redowskianum*-type; S, seed coat; i, *R. liliiflorum*-type; ii, *R. fortunei*-type; iii, *R. latoucheae*-type; iv^d, *R. molle*-type; v, *R. mariae*-type; vi, *R. meridionale*-type; vii, *R. ovatum*-type; viii, *R. mitriforme*-type; ix, *R. redowskianum*-type. *R. westlandii* (*) and *R. mariesii* (**) had types of fruit surface similar to *R. fortunei*-type, which differed from *R. latoucheae*-type and *R. mariae*-type.

组提升为长蕊杜鹃亚属，取消羊踯躅亚属，将*Rhodora*组的*R. canadense*置于羊踯躅组，该组作为常绿杜鹃亚属的一个组处理；其余的亚属和组分别归属新的马银花亚属的两个组——映山红组和十花药组，其中将纯白杜鹃亚属和异蕊杜鹃亚属仅作为十花药组的成员处理。

将所观察到杜鹃花属不同微形态特征标注在分子系统树上，可以较好地解释这些微形态的系统学意义。作为基部类群的叶状苞杜鹃，单系的有鳞类杜鹃(杜鹃亚属)和常绿杜鹃亚属均得到独特的微形态类型的支持；马银花组和长蕊杜鹃组的独立性虽然在叶表皮上没有得到较好的分辨(王玉国等，2007)，但果皮和种皮特征明确支持两者的分立；国产的映山红亚属在ITS分子系统树中也是单系类群，但映山红组和轮生叶组都不是单系，其微形态的多样性反映了这种系统发育关系；羊踯躅亚属羊踯躅的果实角质层近光滑，有稀疏、细短的表皮毛，有稍突起的气孔器，与其他亚属区别明显；但种子接近常绿杜鹃亚属，暗示羊踯躅与常绿杜鹃亚属有较近的亲缘关系。

3.4　凯里杜鹃和满山红的系统位置

凯里杜鹃的叶表皮角质层突起形成有规律的纹饰，与长蕊杜鹃组其他成员差别显著(王玉国等, 2007)。其果实形态也和典型的长蕊杜鹃组的种类如西施花(角质层长条形交替排列，被长条纹)明显不同。类似的情况，满山红的叶表皮是无腺体和表皮毛，气孔器周围有条束状突起，拱盖表面近光滑与其他类群不同(王玉国等，2007)，果皮角质层表面不规则，无表皮毛，未见气孔的特征和云锦杜鹃较相似，种子条纹的沟浅而宽，平坦，条纹具纤毛，均反映了与映山红组种类不同的特点。本研究还注意到尽管杜香在分子系统发育上应并入杜鹃亚属，但无论是叶表皮(王玉国等，2007)，还是果皮、种皮微形态特征均与杜鹃亚属植物有明显差异，并不相似，没有得到支持。因此，凯里杜鹃和满山红的特殊微形态特征可能暗示它们在各自的组内有特殊的系统位置，值得用分子系统发育方法深入探讨它们与近缘类群的关系。

3.5　马银花、腺萼马银花和头巾马银花的关系

叶表皮微形态研究表明马银花亚属的头巾马银花、马银花和腺萼马银花具有较近的亲缘关系，头巾马银花的叶表皮气孔器周围被环形突起包围，而马银花和腺萼马银花的叶表皮气孔器有间断的条形突起环绕(王玉国等，2007)；从本研究结果看，马银花和腺萼马银花果皮均有稀疏、细短表皮毛，角质层块状，被细条纹，而头巾马银花虽然角质层被细条纹，但其块状不明显，也无表皮毛。三者的种子均属无翅类，但彼此外围轮廓相差甚远，马银花为多边形，明显与腺萼马银花和头巾马银花相区别。本研究的结果支持将这三个种分别作为独立的种处理，叶表皮和果皮微形态支持腺萼马银花与马银花关系较近，但种皮微形态显示了两者的差别。

致谢　广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所漆小雪、欧祖兰参加部分野外取样，中国科学院应用生态研究所蔺菲惠寄叶状苞杜鹃材料，扫描电镜实验在中山大学和复旦大学分析测试中心电镜室完成，陈震青同学协制图版和校对文字，在此深表谢意。

参 考 文 献

Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. Nordic Journal of Botany 1: 345–355.

Barthlott W. 1984. Microstructural features of seed surface. In: Heywood V H, Moore M eds. Current Concepts in Plant Taxonomy. London: Academic Press. 85–106.

Behnke H D, Barthlott W. 1983. New evidences from the ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification. Nordic Journal of Botany 3: 43–66.

Collinson M E, Crane P R. 1978. *Rhododendron* seeds from the Palaeocene of southern England. Botanical Journal of the Linnean Society 76: 195–205.

Chamberlain D F, Hyam R, Argent G, Fairweather G, Walter K S. 1996. The Genus *Rhododendron*, Its Classification and Synonymy. Edinburgh: the Royal Botanic Garden Edinburgh.

Ding B-Y (丁炳扬), Hu H-X (吴欢笑), Zhang H-M (张慧明), Fang Y-Y (方云亿). 1995. Seed morphology of *Rhododendron* L. (Ericaceae) from Zhejiang and its taxonomic significance. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (西北植物学报) 15 (6): 36–42.

Gao L-M, Li D-Z, Zhang C-Q, Yang J-B. 2002. Infrageneric and sectional relationships in the genus *Rhododendron* (Ericaceae) inferred from ITS sequence data. Acta Botanica Sinica 44: 1351–1356.

Gao L-M (高连明), Li D-Z (李德铢), Zhang C-Q (张长芹). 2003. Phylogenetic relationships of *Rhododendron* section *Azaleastrum* (Ericaceae) based on ITS sequences. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 41: 173–179.

Goetsch L, Eckert A J, Hall B D. 2005. The molecular systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): a phylogeny based upon *rpb2* gene sequences. Systematic Botany 30: 616–626.

Hedegaard J. 1968. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Rhododendron*-Samen. *Rhododendron* und Immergrüne Laubgebölze Jahrbuch. 7–178.

Hedegaard J. 1980. Morphological Studies in the Genus *Rhododendron*, Dealing with Fruits, Seeds and Seedings and Their Associated Hairs. Copenhagen: G·E·C Gads Publishing House.

Judd W S, Kron K A. 1995. A revision of *Rhododendron* VI. Subgenus *Pentanthera* (sections *Sciadorhodion*, *Rhodora* and *Viscidula*). Edinburgh Journal of Botany 52: 1–54.

Kingdon-Ward F. 1935. *Rhododendron* seed, with special reference to their classification. Journal of Botany 73: 241–247.

Kingdon-Ward F. 1947. Observation on the classification on the genus *Rhododendron*. In: *Rhododendron* Year Book. London: Royal Horticultural Society. 2: 99–114.

Kurashige Y, Mine M, Kobayashi N, Handa T, Takayanagi K, Yukawa T. 1998. Investigation of sectional relationships in the genus *Rhododendron* (Ericaceae) based on the *mat*K sequences. Journal of Japanese Botany 73: 143–154.

Kurashige Y, Etoh J-I, Handa T, Takayanagi K, Yukawa T. 2001. Sectional relationships in the genus *Rhododendron* (Ericaceae): evidence from *mat*K and *trn*K intron sequences. Plant Systematics and Evolution 228: 1–14.

Philipson W R, Philipson M N. 1986. A Revision of *Rhododendron* III. Subgenera *Azaleastrum*, *Mumeazalea*, *Candidastrum* and *Therorhodion*. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 44: 1–23.

Sleumer H. 1949. Ein System der Gattung *Rhododendron* L. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 74: 511–533.

Sleumer H. 1980. Past and present taxonomic systems of *Rhododendron* based on macromorphological characters. In: Luteyn J L, O'Brien M E eds. Contributions Toward a Classification of *Rhododendron*. New York: New York Botanical Garden. 19–26.

Wang Y-G (王玉国), Li G-Z (李光照), Zhang W-J (张文驹), You J (尤佳), Chen J-K (陈家宽). 2007. Leaf epidermal features of *Rhododendron* from China and their systematic significance. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 45: 1–20.